

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra ekologie

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Bakalářská práce

Přezimovací strategie zooplanktonu

Zooplankton overwintering strategies

Lenka Goliášová

Školitel: RNDr. Martin Černý Ph.D.

srpen 2012

Poděkování

Děkuji školiteli, rodině a všem přátelům, kteří mě vždy podporovali.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 27. 8. 2012

.....
Lenka Goliášová

Abstrakt

Zástupci zooplanktonu hrají důležitou roli v trofické dynamice sladkovodních ekosystémů. Abychom porozuměli procesům, které ovlivňují ekologickou dynamiku zooplanktonních společenstev, je důležité znát jejich reakce na změny životního prostředí. Zajímavé jsou sezónní změny, které nastávají v mírném podnebném pásu. To jak se s podmínkami zimního období vyrovnávají jednotlivé druhy, může výrazně ovlivňovat i mnoho vnějších vlivů.

Klíčová slova – zooplankton, životní cykly, sezónní dynamika, přezimovací strategie, sladkovodní ekosystémy

Representatives of zooplankton play an important role in the trophic dynamics of freshwater ecosystems. To understand the processes that affect ecological dynamics of zooplankton communities, it is important to know their response to environmental changes. Interesting are the seasonal changes that occur in the temperate zone. The way how individual species deal with winter conditions can be also considerably affected by many external influences.

Key words – zooplankton, life cycles, seasonal dynamics, overwintering strategies, freshwater ecosystems

Obsah

1. Úvod	5
2. Zooplankton mírného pásu	5
3. Specifika zimního období.....	6
3.1 Teplota.....	6
3.2 Nízká koncentrace potravy.....	7
3.3 Anoxie.....	8
4. Indikace přicházející zimy	8
4.1 Fotoperioda	8
4.2 Teplota.....	9
5. Způsoby přežití zimních podmínek.....	10
5.1 Perloočky (<i>Cladocera</i>).....	10
5.2 Buchanky (<i>Cyclopoida</i>)	11
5.3 Vznášivky (<i>Calanoida</i>).....	14
6. Biotické a abiotické faktory ovlivňující přezimování	14
6.1 Trofie	15
6.2 Rybí obsádka.....	16
6.3 Typ nádrže	17
Závěr	19
Seznam použité literatury	20

1. Úvod

V mírném podnebném pásu musí organismy čelit nepříznivým podmínkám zimního období. Nejinak jsou na tom organismy zooplanktonní. Potýkají se se střídáním ročních období v nejrůznějších typech nádrží. Někteří přežívají zimní období aktivně, jiní často vstupují pro přežití problematických podmínek do diapauzy, ať už jako trvalá vejce či určitá vývojová stadia. Diapauza je považována za strategii umožňující vyhnout se nepříznivým podmínkám a reprodukování za podmínek optimálních. Na přezimování zooplanktonu může mít vliv velké množství biotických i abiotických faktorů. Roli hraje jak teplota, světlo, trofie, typ a velikost nádrže, tak třeba i rybí obsádka.

2. Zooplankton mírného pásu

Zooplankton mírného pásu zastupují například perloočky (Cladocera), buchanky (Cyclopoida) a vznášivky (Calanoida).

Zástupci Copepoda jsou jednou z nejdůležitějších složek zooplanktonu ve vodách kontinentálních a hrají důležitou roli v trofické dynamice sladkovodních ekosystémů. Mnoho druhů vykazuje výrazné sezónní změny v hojnosti, zejména v oblastech mírného pásma. Pochopení procesů, které řídí hojnost a produkci Copepoda, je proto jedním z hlavních cílů biologické limnologie. *Eudiaptomus gracilis* a *Eudiaptomus graciloides* patří mezi nejčastější vznášivky v Evropě a společně se vyskytují v mnoha jezerech. Abychom pochopili jejich ekologickou dynamiku, je důležité znát jejich reakce na změny životního prostředí (Jiménez-Melero et al. 2005).

Zástupci dafnií hrají během léta důležitou roli jako herbivorní zooplankton (Lampert et al. 2010). Struktura zooplanktonního společenstva a biomasy je dána dostupností potravy, teplotou, predacemi a interakcemi v rámci zooplanktonu, včetně mezidruhové kompetice (Jeppesen et al. 2004). Výrazné zvýšení množství perlooček v pozdním jaru vede často v některých jezerech k vysokému tlaku na fytoplankton a k následné fázi čisté vody (Jeppesen et al. 2004).

3. Specifika zimního období

Pro zimní období jsou specifické nízké teploty, nedostatek potravy a v určitých typech nádrží i anoxie. Dostupnost živin a světla jsou kritické faktory, které mohou omezovat růst a biomasu fytoplanktonu a tím omezit i množství (Bramm et al. 2009, podle Gliwicz 2003) a kvalitu potravy pro zooplankton (Sterner et al. 1997).

V našich zeměpisných podmínkách klesají zimní teploty pod bod mrazu, což způsobuje zamrzání vodní hladiny. Pokud pak na led napadne sníh, potýká se plankton s nedostatkem světla a fotosynteticky aktivního záření. Zimní podmínky jsou tak nepříznivé pro herbivorní zooplankton. Míchání vody a ledová pokrývka způsobují nedostupnost světla pro fytoplankton, z čehož plyne nízká primární produkce.

Nízká teplota vede u zooplanktonu ke zpomalení růstu, vývoje a metabolismu. Produkce potomků je nízká nebo nulová (Lampert et al. 2010). Zooplankton v zimním období čelí nedostatku potravy zvláště v oligotrofních jezerech. Po dobu trvání ledové pokrývky je negativně ovlivňována biomasa všech zooplanktonních skupin a průměrná hmotnost zooplanktonu (Blank et al. 2009).

Pokud v menších vodních nádržích dojde k zamrznutí až na dno, nebo pokud v mělkých nádržích dochází pod ledem k rozkladným procesům, stává se toto prostředí anoxickým.

3.1 Teplota

Nízké zimní teploty ovlivňují zooplankton hned z několika úhlů. Teplota je důležitým faktorem, ovlivňujícím energetický příjem, asimilaci a respirační ztráty. (Rellstab a Spaak 2009). Pokud se v zimě dostává zooplankton do podmínek, kde je limitován potravou, napomáhá mu nízká teplota ke snížení metabolismu. Díky tomu se zvyšuje dlouhověkost zooplanktonu a nízké teploty tak pozitivně ovlivňují přežívání v potravou limitujících podmínkách (Lampert et al. 2010).

Ideální teplota není pro všechny druhy stejná. Například součet teploty vody v dubnu, květnu a červnu může pozitivně korelovat s biomasou Cladocera a Copepoda, a přitom negativně s biomasou zimních vířníků (Blank et al. 2009).

Teplota také ovlivňuje koncentrace ve vodě rozpuštěných látek, Blank (2009) pozorovala, že mírné zimy ovlivnily koncentraci dusíku a oxidu křemičitého pozitivně a koncentraci fosforu negativně.

Je však třeba si uvědomit, že teplota je jeden z nejdůležitějších abiotických environmentálních faktorů, který ovlivňuje rozmnožování a vývoj zooplanktonu (Virro et al. 2009, podle Herzig 1987). Dále pak prvotní výzkumy ukazují, že fotoperioda a teplota jsou bezprostředními podněty pro ukončení dormance u *Daphnia* (Stross 1966).

Změny teploty mohou také podněcovat líhnutí samců a efípiálních vajec (Chen a Folt 1996, podle Korpelainen 1986), ačkoli směr změny teploty a jeho účinky nejsou vždy v souladu napříč druhy.

3.2 Nízká koncentrace potravy

Zimní podmínky s sebou přináší nedostatek potravy. V oligotrofních jezerech může koncentrace potravy klesnout pod prahovou úroveň po několika sobě jdoucích měsících (Rellstab a Spaak 2009).

Důležitou roli ve schopnosti přežít hladovění, přinejmenším v časných fázích života (Lynch a Ennis 1983), hraje matka, protože lipidy jsou předávány z matek na potomky. Odolnost perloočky k hladovění závisí na množství energetických rezerv, tj. lipidů (Rellstab a Spaak 2009, podle Lemcke a Lampert 1975), a rozdělení této energie na rozmnožování nebo přežití.

Přezimující klony dokazují vyšší růstovou efektivnost v nízké potravní koncentraci a mají nižší práh koncentrace pro růst (Lampert et al. 2010).

Pokud se přezimujícím nepohlavně produkovaným klonům podaří přežít období hladu, mohou mít konkurenční výhodu před pohlavně produkovanými klony na jaře, kdy se podmínky zlepšují, protože jsou již ve vodním sloupci a nejsou závislí na podnětech k vylíhnutí (Rellstab a Spaak 2009).

3.3 Anoxie

K anoxii jsou náchylné hlavně menší a mělké vodní nádrže, například rybníky s vysokou trofií, či tůň, kde dochází k promrzání až na dno. S vyšší trofií souvisí vysoká primární produkce. Odumřelá biomasa se pak na dně rozkládá.

Při snížení fotosyntézy může v kombinaci s rozkladnými procesy v mělkých nádržích docházet k anoxii a úhynu ryb. To způsobuje následnou větší kontrolu fytoplanktonu zooplanktonem (Jackson et al. 2007). Zvláště pod ledem se zhoršují kyslíkové podmínky, což má v mělkých jezerech a rybnících negativní dopad na přežívání zooplanktonu (Lampert et al. 2010). Pouze strategie efipia, či trvalých dormantních vajíček, může přežít v místech, kde rybník zamrzá až na dno, nebo kde je pravidelně pod ledem anoxické prostředí.

4. Indikace přicházející zimy

Vnější podněty mohou pomoci zooplanktonu identifikovat přicházející zimní období. Vliv může mít například měnící se fotoperioda, klesající teplota, či snižující se koncentrace potravy. Dále existuje řada podnětů, které vyvolávají sexuální reprodukci. Včetně změn ve fotoperiodě a nízké koncentraci potravy, má vliv i shlukování (Chen a Folt 1996, podle Ferrari a Hebert 1982)

4.1 Fotoperioda

Výzkumem a experimenty s fotoperiodou se zabývají Chen a Folt ve své práci z roku 1996. Zjistili, že fotoperioda nehrála roli ani v produkci klidových vajec, ani v indukci líhnutí, ale nemohou vyloučit její roli v inhibici líhnutí vajec při vyšších teplotách. Experimenty ukazují, že i teplota sama o sobě je velice důležitým environmentálním ovlivněním (nehledě na fotoperiodu). Jednotlivci udržovaní na 15 °C zůstávali sexuálně se rozmnožující a jedinci udržovaní na 20 °C přešli k nepohlavnímu rozmnožování, i když byla letní fotoperioda použita v obou případech (Chen a Folt 1996).

Z experimentu, při kterém byly perloočky drženy pod stálým světlem, vyplývá, že stálé světlo efektivně zamezuje produkci samců (Lampert et al. 2010).

4.2 Teplota

Jedním z podnětů pro zahájení nebo ukončení dormance je teplota. Podzimní oteplování má zvláště významné důsledky pro vodní organismy, které přezimují v klidové fázi, protože teplota je jedním z podnětů, který stimuluje produkci nebo líhnutí z klidových stádií (Chen a Folt 1996).

Zvýšení teploty na podzim, jak nedávno předpověděly klimatické modely, bude mít závažné důsledky pro přezimovací strategie a sezónní fenologii organismů v mírných jezerech. Experimenty byly prováděny na *Epichura zacustris* a *Daphnia catawba*. Denní teploty a týdenní hustota populace byly měřeny v jezeře, kde se tyto druhy vyskytují a demografické proměnné pro každý druh (přežití, rozmnožování, líhnutí vajec a produkce z klidové fáze) byly hodnoceny v teplotním rozsahu 15 až 30 °C v laboratoři. Tato studie poskytuje důkazy, že úspěch těchto druhů může být pozměněn událostmi podzimního oteplení (teploty > 15 °C). Za prvé by klidová stadia vajíček *E. lacustris* mohla být stimulována k líhnutí už na podzim. Pokud by se jedinci vylíhli už na podzim, nebyli by schopni dosáhnout zralosti před zimou a kohorty by mohly být ztraceny. Za druhé by sexuální reprodukce *D. catawba* mohla být na podzim změněna z pohlavní na nepohlavní reprodukci. Tato změna by mohla zpozdit produkci a snížit počet efípiálních vajíček (Chen a Folt 1996).

Většina vajíček produkovaných samicemi od dubna do srpna se líhne do sedmi dnů (80-100%). Když je teplota pod 20°C, líhne se jen 0-20%. Pokud se tato nevylíhlá vejce inkubovala v laboratoři při 4°C, tak se poté v dubnu při zvýšení teploty na 25°C vylíhlo 56-100% vajíček (Chen a Folt 1996).

Zvláštností u *E. graciloides* je, že teplota neovlivňuje procento líhnutí, ale výrazně postihuje plodnost. Při 6 °C je plodnost nápadně nízká a bylo velmi obtížné získat dostatek váčků s vajíčky ke spuštění experimentu. Žádná z nauplií *E. graciloides* nedosáhla CI při této teplotě, takže se zdá logické, že samice nebude investovat do reprodukce v zimních měsících (Jiménez-Melero et al. 2005).

5. Způsoby přežití zimních podmínek

Způsoby přežití zimních podmínek se mohou u jednotlivých druhů velmi lišit. Někteří přežívají zimní podmínky aktivně ve vodním sloupci. Jiní volí strategii trvalých dormantních vajíček, či vstupují do diapauzy v některém z vývojových stádií.

5.1 Perloočky (*Cladocera*)

Existuje více možností, jak se vyrovnat s nepříznivými podmínkami v zimním období. Přezimování se může lišit jak mezi druhy, tak například perloočka může použít různé přezimovací strategie - partenogeneticky se množící samice, či sexuálně produkovaná dormantní trvalá stadia uzavřená v efipiu na hladině či na dně. Ta zůstávají v brzkých embryonálních stádiích a vyčkávají na zlepšení podmínek na jaře (Lampert et al. 2010). Dormance je nejefektivnější strategií v horských rybníčcích, kde se vyskytují v zimě aktivní predátoři, nebo kde dochází v některých letech k anoxii, ačkoli část populace může přežívat v aktivním stavu. Ve větších jezerech mohou být obě strategie simultánně (Slusarczyk 2009). Slusarczyk popisuje dvě koexistující formy ve vodách bez ryb v ultraoligotrofních vysokohorských jezerech. Jedni z nich přezimují výhradně v efipiu po dvou letních generacích, zatímco druzí žijí 12-16 měsíců, reprodukují se druhý rok po přezimování, jako partenogenetické samice, a produkují pouze několik málo efipií na konci prvního roku.

Převládání konkrétní strategie je u perlooček závislé na výhodách a nevýhodách daných podmínek. Přežití partenogenetických samic v případě zhoršených podmínek je nízké, ale za normálních podmínek jsou velké dospělé samice po zimě schopny dříve reprodukce. Jejich potomci v jarním období bohatém na potravu rychle dospívají. Nově vylíhlí jedinci se naopak musí přizpůsobit podmínkám, nejdříve dorůst a dospět, než mohou přispět mláďaty do populace (Lampert et al. 2010).

Smíšená strategie je možná ve volnějších podmínkách, protože samice mohou po shození efipia pokračovat v reprodukci partenogeneticky. Proto mohou jednotlivé samice přispět do banky efipií a přitom se dále pokoušet přežít zimní podmínky (Lampert et al. 2010). Nedostatek genetické diferenciaci naznačuje, že klony obou skupin (přezimujících aktivně a v efipiu) pocházejí ze stejné populace, a že není stálý vliv zimního výběru (Lampert et al. 2010).

Růst s vysokým podílem potravy odráží podmínky jara v době maximálního nárůstu řas. Vylíhlé klony vykazují vyšší růstovou efektivnost při velkém množství potravy, to by mělo vynahradit určité náklady spojené s tím, že mají zpoždění v budování populace, vzhledem k tomu, že se nejdříve líhly jako nauplie. V porovnání s partenogenetickými novorozenci měli exefipia před maturací vyšší růstové tempo. Nicméně, rozdíly mezi skupinami zmizely v první generaci potomků, a proto veškeré vlivy v této oblasti musí být krátkodobé (Lampert et al. 2010).

Populace byla partenogenetická až do poloviny října, poté se změnila na sexuální a tvořila efipia, a v populaci se vyskytli samci (od poloviny října do listopadu). Efipia většinou obsahují jedno až dvě vejce (Chen a Folt 1996).

Sexuálně produkovaná diapauzující vajíčka se líhnou, pokud se zlepší podmínky, například následující jaro. Partenogenetické samice přežívají zimu ve volné vodě. Ačkoli velká trvalá jezera nahrávají spíše partenogenetické reprodukci, často se vyskytují oba typy rozmnožování zároveň (Rellstab a Spaak 2009). Nyní je dobře známo, že diapausující vejce zooplanktonu mohou zůstat životaschopné na místě po celá desetiletí, ne-li staletí (Marcus et al. 1994).

Zástupce perlooček je například *Daphnia longispina* u které převážná část populace přežívá zimu jako diapauzující vejce, a hustota je na nejnižší úrovni v začátku června (Halvorsen et al. 2004). Dalším zástupcem Cladocera je *Bosmina longispina*, v jejíchž populacích byly ve všech sledovaných letech, dominantní samice bez vajec, zatímco samice s vejci byly nalezeny v malém počtu. Potomci jsou v nádrži ve velkém množství hlavně na začátku léta. Samci byli zaznamenáni od srpna. Produkce prvních dormantních vajec začala v srpnu, a od září je již většina vajec zimních (Halvorsen et al. 2004).

5.2 Buchanky (*Cyclopoida*)

Běžnou součástí životního cyklu mnoha buchanek je diapauza, tedy období, kdy tyto organismy klesnou na dno, zavrtnou se do sedimentu a zastaví veškerý vývoj a činnost (Kobari a Ban 1998, podle Elgmork 1980). Jednotlivci se mohou v půdě nacházet až do hloubky 12 cm, ale většina klanonožců v dormantním stádiu (66%) se nachází ve vrstvě mezi 4- 8cm hloubky. Jednotlivci nalezení ve vzorcích byli buď C4 copepoditi nebo v pokročilé vývojové fázi. Mladší vývojové etapy nebo nauplie se ve vzorcích nikdy nenašly (Frisch 2002).

Přežití klidových stadií v pozemských podmínkách studoval Frish na diapausujících C4 copepoditech *C. strenuus* a *C. insignis*. Výsledky obou druhů se lišily. Po počáteční úmrtnosti obou druhů se doba přežití stabilizovala na několik týdnů a nakonec klesla pod 50% po 60 dnech u *C. insignis* a po 120 dnech u *C. strenuus*. Bez ohledu na původně vysokou úmrtnost v prvních 4 dnech experimentu (což může být částečně způsobeno manipulací se vzorky), byla úmrtnost *C. insignis* výrazně vyšší než u *C. strenuus*. Životaschopnost zbývajících přežívajících jedinců obou druhů byla potvrzena jejich převedením do vody, kde bylo pozorováno, zda obnoví činnost plavání (Frisch 2002).

Studie zabývající se přežíváním *C. strenuus* a *C. insignis* v pozemských podmínkách naznačují, že půdní vlhkost usnadňuje přežití klidových stadií během období sucha (Frisch 2002) a konkurence Cladocera, jako jsou perloočky (Kobari a Ban 1998).

V této studii jsme zkoumali (Kobari a Ban 1998) životní cykly dvou dominantních buchanek *C. vicinus* a *T. crassus* a několik faktorů životního prostředí ve dvou malých eutrofních stanovištích, abychom prodiskutovali význam abiotických a biotických faktorů vedoucích k ovlivnění konkrétních životních cyklů v malých vodních útvech.

Kobari a Ban porovnávali životní cykly *Cyclops vicinus* a *Thermocyclops Crassus* ve dvou mělkých eutrofních rybnících Junsainuma a Naganuma. Kde byly vystaveny podobným sezónním modelům teploty, kyslíku a pH (v období bez ledu). Nicméně, pod ledem bylo množství kyslíku nižší v rybníku Naganuma.

Cyclop vicinus ukázal různé životní cykly v obou rybnících. V rybníku Junsainuma docházelo k reprodukci v zimě a na jaře (leden-květen) a do diapauzy vstoupil v létě a na podzim (červen-říjen), jako copepodite IV. stádia, zatímco v Naganumově rybníku se reprodukoval na podzim (říjen-listopad) a na jaře (duben-květen), a vstoupil do diapauzy v létě (červen-září) a zimě (leden a únor) v copepoditu V. fáze (Kobari a Ban 1998).

Thermocyclops crassus vstoupil do diapauzy v zimním období (prosinec-duben) v copepoditu IV. a V. etapy v obou rybnících a samice nesoucí vejce se objevily pouze v teplém období, od začátku května do konce října, kdy vystoupala teplota vody nad 10 °C.

Letní diapauza *C. vicinus* bude nejspíše adaptací na rybí predaci, zatímco zimní diapauza v rybníku Naganuma pravděpodobně zajišťuje vyhnutí se nízkým hladinám kyslíku (Kobari a Ban 1998).

Bylo prokázáno, že diapauza umožňuje buchankám, vyhnout se nepříznivým biotickým faktorům, jako je rybí predace (George 1976) a soutěž s vysoce účinnými filtrátory (Santer a Lampert 1995), stejně jako abiotickým faktorům, jako je anoxie (Kobari a Ban 1998, podle Elgmork 1959), nízké teploty (Kobari a Ban 1998, podle Maier 1989b) a vysoušení (Kobari a Ban 1998, podle Wyngaard et al. 1991) Elgmork (1980) poukázal na to, že abiotické faktory jsou často hlavní síly, které vedou k životní historii specifických strategií v některých malých vodních útvarech.

Cyclop vicinus a *Thermocyclops crassus* jsou běžné druhy planktonu v sladkovodních jezerech a rybnících. Značné rozdíly v jejich životních cyklech byly pozorovány v různých vodách. *Cyclops vicinus* obvykle zmizí z vodního sloupce v létě (Kobari a Ban 1998, podle Einsle 1967) a *T. crassus* v zimě (Kobari a Ban 1998, podle Maier 1989b), když vstoupí do diapauzy. V některých jezerech se však *C. vicinus* vyskytuje ve vodním sloupci po celý rok (George 1976). Změny v životním cyklu jsou považovány za důsledek různých biotických a abiotických faktorů. Jedná se o režim teploty vody, dále i predaci ze strany planktivorních ryb

Životní cyklus *C. vicinus* byl odlišný ve dvou rybnících. *Cyclops vicinus* zmizel z vodního sloupce od poloviny června do konce října (1994) v rybníku Junsainuma a od poloviny června do konce září (1994) v Naganumově rybníku. Byl nalezen v sedimentech jako copepodite IV. (CIV) a V. (CV) fáze. Dá se předpokládat, že copepodité v sedimentech byly diapauzující, protože měli prázdný trávicí trakt a četné oranžové olejové globule (Kobari a Ban 1998 podle Elgmork 1959). Po skončení ledové pokrývky, se mohou tyto CIV a CV stádia vyvinout do dospělých a dále se reprodukovat (Kobari a Ban 1998).

Většina druhů přečkává zimu jako klidová vajíčka, a nová generace zahajuje vývoj v době rozpadu ledu. *C. scutifer* je druh korýše, který aktivně přežívá zimu ve vodě, a rozdíly v hustotě populace v říjnu a na jaře příštího roku odráží pouze úmrtnost (Halvorsen et al. 2004).

Životní cykly *Cyclops scutifer*. Populace je rozdělena na dvě části, na jaře je menší část tvořena naupliemi a velká část copepodity (CII-IV). Hlavní období rozmnožování je srpen a září. První nauplie nové generace se mohou objevovat již na začátku července, ale velké množství se objevuje až od začátku srpna. V říjnu se populace obvykle skládá z velké části z nauplií, dále pak z copepodites a méně potom z dospělců. Dospělci zmizí před nástupem zimy. Hlavní část populace reprodukuje po jednom roce, zatímco malá část má dvouletý

cyklus. Dvouletý cyklus je složen z jedinců, kteří projdou první zimu jako malé nauplie, a poté se nacházejí jako Cop.II-V stádia v říjnu následujícího podzimu (Halvorsen et al 2004).

5.3 Vznášivky (*Calanoida*)

Eudiaptomus gracilis a *Eudiaptomus graciloides* patří mezi nejčastější vznášivky v Evropě a společně se vyskytují v mnoha jezerech. Abychom pochopili jejich ekologickou dynamiku, je důležité znát jejich reakce na změny životního prostředí. Zjištění, že *E. graciloides* vykazuje diapauzy v zimě, zatímco *E. gracilis* reprodukuje celý rok, ukazuje, že tyto dva druhy se mohou lišit v teplotních reakcích. Měřili jsme (Jiménez-Melero et al. 2005) embryonální vývoj a naupliární časy, počet vajec v plodovém prostoru, procento líhnutí a délku těla první copepoidní fáze (CI) obou druhů, ve stavu bez omezení potravních podmínek, při různých teplotách. Výsledky ukazují, že *E. gracilis* vykazuje mírně rychlejší dobu vývoje, nižší variabilitu, vyšší procento líhnutí a větší počty vajec v plodovém prostoru než *E. graciloides*. Dále z výzkumu vyplývá, že extrémní teplotní vlivy působí na *E. gracilis* méně intenzivně než na *E. graciloides*.

6. Biotické a abiotické faktory ovlivňující přezimování

Přezimovací strategie a schopnost přežití zimního období silně ovlivňují i vnější vlivy. Velkou roli pro přežití v období hladu, které v zimních měsících nastává, hraje trofie vodní nádrže. Studie ukazují rozdílnou schopnost přežívat hladovění u rodu *Daphnia* (konkrétně *Daphnia hyalina* a *Daphnia galeata*) pocházejících z různě trofických jezer (Lampert et al. 2010). A trofie také ovlivňuje, zda budou dafnie přečkávat zimu aktivně jako partenogenetické samice, či jako klidová stádia v efipiu.

Důležitá je také rybí obsádka, jejíž predanční tlak může být v zimě stejně velký jako v jiných ročních obdobích a v některých typech nádrží je dokonce vyšší, než v jiných částech roku (Jeppesen et al. 2004). Většinou však bývá predanční tlak ze strany ryb v zimním období snížený.

V neposlední řadě má vliv nádrž a to hlavně hloubka, případně typ dna.

6.1 Trofie

Experimenty potvrdily, že populace zooplanktonu rodu *Daphnia* mají rozdílné schopnosti přežívat období s nízkou koncentrací potravin, podle toho, z jakého typu nádrže pocházejí. Jezera, z kterých byli jedinci odebíráni, byla rozdělena do tří typů a to ultraoligotrofní, mezotrofní a eutrofní. Do experimentu byly použity asexuálně přezimující klony a výzkum probíhal při teplotě 5°C. Koncentrace potravy byla nízká nebo nulová (Rellstab a Spaak 2009).

Jedinci z eutrofního jezera přežívali experiment s nízkou koncentrací potravy obdobně jako ostatní, ale produkovali největší potomky. Ti měli větší šanci na přežití vzhledem k tomu, že samice předává potomkům tukové zásoby a větší jedinci mají více energetických rezerv. V ultraoligotrofním jezeře klony jasně ukázaly nejmenší snížení životnosti mezi nízkou koncentrací a nulovou koncentrací potravy, v porovnání s klony mezotrofních a eutrofních jezer. V experimentu bez potravy přežívaly déle než ostatní dafnie. Výsledky souhlasí s původním předpokladem, že klony z oligotrofních jezer budou mít při hladovění vyšší fitness. Perloočky měly v experimentu průměrnou délku života 12 dní (maximálně 36 dní) za nulové koncentrace potravy a 43 dní (maximálně 126 dnů) za nízké koncentrace potravy. Výsledky ukazují, že perloočka může být odolná proti hladu po dlouhou dobu při nízkých teplotách, což naznačuje, že v ultra-oligotrofním jezeře úspěšně přezimují partenogenetické jedinci (Rellstab a Spaak 2009).

V ultraoligotrofním jezeře je hlavní strategie rozmnožování partenogenetická, jelikož je nízká hustota populace a je těžší najít sexuálního partnera a také potravní podmínky nejsou vyhovující. V tomto případě bylo partenogenetické rozmnožování podpořeno ještě faktem, že jezero bylo hluboké a vyznačovalo se vysokou sedimentací.

Naproti tomu jedinci z eutrofních jezer se díky dobrým potravním podmínkám mohou sexuálně reprodukovat až třikrát do roka.

Četnost a biomasa zooplanktonu se mění z roku na rok, ale pozitivně koreluje s množstvím chlorofylu a (Dokulil a Herzig 2009).

6.2 Rybí obsádka

Rybí predace má v létě velký vliv na zooplankton, ovlivňuje především střední velikosti perlooček a zooplanktonu pasoucím se na fytoplanktonu (Jeppesen et al. 2004).

Predační tlak ze strany ryb na populaci zooplanktonu je v zimě usnadněn několika faktory. Za prvé je vyšší průhlednost v průběhu zimy, kdy je málo fytoplanktonní biomasy a to může zvyšovat riziko predace u ryb lovících vizuálně. Za druhé v důsledku podzimního míchání nemůže zooplankton využít hypolimnion jako útočiště před potencionálními dravci. Pokud byl zooplankton v nádrži, kde se v letním období vyskytovalo velké množství makrofyt, které mu umožňovali úkryt před rybami, na zimu se jeho situace změní. Vzhledem k stárnutí a rozkladu makrofyt ztratí v zimním období útočiště (Jeppesen et al. 2004).

Se zvyšující se rybí predací se zmenšuje velikost perlooček, protože působí velikostně selektivní predace. To může dále ovlivnit schopnost perloočky přežít zimní období, či vyprodukovat dostatečně silné klony nebo se sexuálně reprodukovat (Jeppesen et al. 2004). Rybí predace je v průběhu zimy značně redukována (Lampert et al. 2010), přesto ale může také přes zimu výrazně snížit velikost zooplanktonní populace v nádrži (Jeppesen et al. 2004).

Snížení početnosti zooplanktonních spásáčů je hlavně tam, kde je velká hustota ryb. Málo ryb může vést k vysokému tlaku zooplanktonních spásáčů na fytoplankton a fázi čisté vody po celé léto (Jeppesen et al. 2004).

Hypotézy trofické kaskády předpovídají, že ryby budou mít vliv na strukturu a biomasu pelagických společenstev planktonu (Sosnovsky 2009). Změny v režimu světla mohou mít vliv na dostupnost a kvalitu potravin pro herbivorní zooplankton, stejně jako jejich vystavení rybí predaci (Bramm et al. 2009).

Přítomnost ryb bez ohledu na světelnou úroveň vedla k nízké biomase korýšů, vysoké biomase vírníků a změnám v životních cyklech buchaneček. Síla vlivu ryb na biomasu zooplanktonu se snižuje s klesajícím světlem a účinek světla byl nejsilnější v přítomnosti ryb (Bramm et al. 2009). Když byly ryby přítomny, snížení světla vedlo k odklonu od vírníků ke vznášivkám v čistém jezeře a od vírníků k buchankám v kalném jezeře (Bramm et al. 2009). Je všeobecně přijímáno, že predace hraje rozhodující roli při strukturování komunity sladkovodního zooplanktonu. Planktivorní ryby se selektivně krmí na největším a nejvíce viditelném zooplanktonu (Brooks a Dodson 1965). Intenzivní predace často vede k tomu, že

je komunita zooplanktonu složená z druhů malých rozměrů, jako vířníci, malé druhy klanonožců a perloočky (Christoffersen et al. 1993).

Prostředí s omezenou potravou obecně podporuje pomalu rostoucí, energeticky úsporné druhy, které mohou i nadále růst a reprodukovat se i při nízkých koncentracích potravy (Bramm et al 2009). Rybí predace může být potenciálně nižší v zimě než v létě z důvodu nižšího příjmu potravy (Bramm et al. 2009, podle Keast 1968) a snížené aktivity ryb (Jacobsen et al. 2002).

Nicméně, některé studie celého jezera ukázaly, že ryby mohou také kontrolovat populace zooplanktonu během zimy, a to zejména v eutrofních jezerech (Vanni a Findley 1990).

Ryby snížily celkovou biomasu zooplanktonu za všech světelných podmínek, ale nejvýraznější dopad byl pozorován na vysoké a střední světelné úrovni než na nízké úrovni světla (Bramm et al. 2009). Síla rybího účinku na biomasu zooplanktonu se snižuje s klesající intenzitou světla a efekt světla byl nejsilnější v přítomnosti ryb (Bramm et al. 2009).

Síla účinku rybí predace se snížila se snížením světla. Hustota kořisti může být příliš nízká, a ve spojení s nízkou intenzitou osvětlení, málo atraktivní pro predátory. Za druhé, rybí predace má menší vliv na společenství zooplanktonu, pokud větší zooplanktonní druhy jsou odstraněny a složení se posune směrem k dominanci malých druhů a malých zdravých jedinců (Vanni 1987).

Biomasa zooplanktonu se snižuje, se snižující se intenzitou světla, jak v přítomnosti, tak i při absenci ryb, což lze zřejmě připsat snižující se dostupnosti fytoplanktonu. Absence samic buchaneček s vajíčky naznačuje nízkou dostupnost potravin v zimě na snížené úrovni osvětlení (Bramm et al. 2009).

Kontinuální produkce vajec *C. vicinus* je závislá na koncentraci potravy, která při nízké hladině osvětlení klesá pod hraniční úroveň.

6.3 Typ nádrže

Velký vliv na přezimování může mít i typ nádrže, ve které se příslušný zooplankton nachází. Například nevýhodné je líhnutí efípií z hlubokých jezer (Lampert et al. 2010). Ve velkých nádržích je vzhledem k nízké populační hustotě snížena šance na páření. Velká hloubka společně s vysokou sedimentací snižuje úspěšnost líhnutí. Není tedy pravděpodobné, že by pro přezimování v těchto podmínkách byly sexuálně produkované vejce úspěšnou strategií (Rellstab a Spaak 2009).

Pokud zůstávají vejce na dně, mohou být zanesena sedimentem a pohřbena příliš hluboko, pak už nejsou schopny se vylíhnout (Caceres a Tessier 2003).

Mělké rybníky jsou více ovlivněny stochastickými meteorologickými událostmi než hluboká jezera (Blank et al., podle Köhler a Hoeg 2000). Na druhou stranu, jelikož mají nízkou tepelnou kapacitou, je v mělkých jezerech efekt zimních podmínek na jarní planktonní komunitu krátkodobí (Blank et al., podle Adrian et al. 1999).

Záplavové oblasti nebo izolované dočasné vodní plochy, se vyznačují střídáním vodní a suchozemské fáze. V těchto přechodných stanovištích se jak pozemní, tak i vodní živočichové musí vyrovnávat s cyklickými zhoršeními v podmínkách prostředí, a tak často dochází k životním cyklům, které zahrnují období dormance překlenovací nepříznivé období (Frisch 2002).

Dočasné vodní útvary vysychající až na dno poskytují vhodné stanoviště pouze pro klidová stadia schopná přežít období sucha (Frisch 2002).

Závěr

Na zooplanktonní společenstva může tedy mít vliv celá řada faktorů. Rozdíly v délce vývoje jednotlivých druhů, variabilita a v různé životní cykly, mohou být podporou pro pochopení soužití velmi podobných druhů ve stejných stanovištích. Dále nám může dát studie biotických a abiotických vlivů přehled o faktorech, které ovlivňují životní cykly zooplanktonu (Jiménez-Melero et al. 2005).

Seznam použité literatury

ADRIAN, R., WALZ, N., HINTZE, T., & HOEG, S., & R. RUSCHE (1999) Effects of ice duration on plankton succession during spring in a shallow polymictic lake. *Freshwat. Biol.* 41:621–623

BLANK, K., HABERMAN, J., HALDNA, M., & R. LAUGASTE (2009) Effect of winter conditions on spring nutrient concentrations and plankton in a large shallow Lake Peipsi (Estonia/Russia). *Aquat Ecol.* 43:745–753

BRAMM, M. E., LASSEN, M. K., LIBORIUSSEN, L., RICHARDSON, K., VENTURA, M., & E. JEPPESEN (2009) The role of light for fish–zooplankton–phytoplankton interactions during winter in shallow lakes – a climate change perspective. *Freshwater Biology* 54: 1093–1109

CACERES, C., & A. J. TESSIER (2003) How long to rest: The ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* 84: 1189–1198

DOKULIL, M.T., & A. HERZIG (2009) An analysis of long-term winter data on phytoplankton and zooplankton in Neusiedler See, a shallow temperate lake, Austria. *Aquat Ecol.* 43:715–725

*ELGMORK, K. (1959) Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus strenuus* in relation to environment in small water bodies in southern Norway. *Folia Limnol. Scand.* 11: 1-196

*ELGMORK, K. (1980) Evolutionary aspects of diapause in freshwater copepods. In Kerfoot, W.C. (ed.), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hanover, NH, pp. 411-417

*EINSLE, U. (1967) Die äußeren Bedingungen der Diapause planktisch lebender *Cyclops*-Arten. *Arch. Hydrobiol.* 63: 387-403

*FERRARI, D. C., & P. D. N. HEBERT (1982) The induction of sexual production in *Daphnia magna*: Genetic differences between arctic and temperate populations. *Can. J. Zool.* 60: 2 143-2 148

FRISCH, D., (2002) Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain. *Freshwater Biology* 47: 1269–1281

GEORGE, D.G. (1976) Life cycle and production of *Cyclops vicinus* in a eutrophic reservoir. *Oikos* 27: 101-110

*GLIWICZ, Z.M. (2003) Between hazards of starvation and risk of predation: ecology of offshore animals. In: *Excellence of Ecology, Book 12* (Ed. O. Kinne), 379 pp. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe

HALVORSEN, G., DERVO, B.K. , & K. Papinska (2004) Zooplankton in Lake Atnsjøen 1985–1997. *Hydrobiologia* 521: 149–175

*HERZIG, A. (1987) The analysis of planktonic rotifer populations: a plea for long-term investigations. *Hydrobiologia* 147:163–180

CHEN, C. Y.,& C. L. FOLT (1996) Consequences of fall warming for zooplankton overwintering success. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1077–1086

CHRISTOFFERSEN, K., RIEMANN, B., KLYSNER, A., & M. SØNDERGAARD (1993) Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnology and Oceanography*, 38: 561–573

JACKSON, L.J., TORBEN, L., LAURIDSEN, M., SONDERGAARD, M., & E. JEPPESEN (2007) A comparison of shallow Danish and Canadian lakes and implications of climate change. *Freshw Biol.* 52:1782–1792

JACOBSEN, L., BERG, S., BROBERG, M., JEPSEN N., & C. Skov (2002) Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a radiotelemetry study. *Freshwater Biology* 47: 2370–2379

JEPPESEN, E., JENSEN, J.P., SØNDERGAARD, M., FENGER-GRØN, M., BRAMM, M.E., SANDBY, K., MØLLER, P.H., & H. U. RASMUSSEN (2004) Impact of fish predation on cladoceran body weight distribution and zooplankton grazing in lakes during winter. *Freshwater Biology* 49: 432–447

JIMÉNEZ-MELERO, R., SANTER, B., & F. GUERRERO (2005) Embryonic and naupliar development of *Eudiaptomus gracilis* and *Eudiaptomus graciloides* at different temperatures: comments on individual variability. *Journal of Plankton Research* 27 11: 1175–1187

*KEAST, A. (1968) Feeding of some Great Lakes fishes at low temperatures. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25: 1199–1218

KOBARI, T., & S. BAN (1998) Life cycles of two limnetic cyclopoid copepods, *Cyclops vicinus* and *Thermocyclops crassus*, in two different habitats. *Journal of Plankton Research* 20: 1073–1086

KÖHLER, J., & S. HOEG (2000) Phytoplankton selection in a river-lake system during two decades of changing nutrient supply. *Hydrobiologia* 424:13–24

*KORPELAINEN, H. (1986) The effects of temperature and photoperiod on life history parameters of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera). *Freshwater Biol.* 16: 615–620

- LAMPERT, W., LAMPERT, K.P., & P. LARSSON (2010) Coexisting overwintering strategies in *Daphnia pulex*: A test of genetic differences and growth responses. Limnol. Oceanogr., 55(5), 2010, 1893–1900
- *LEMCKE, H. W., & W. LAMPERT (1975) Veränderungen im Gewicht und der chemischen Zusammensetzung von *Daphnia pulex* im Hunger. Arch. Hydrobiol. 48: 108–137
- LYNCH, M., & R. ENNIS (1983) Resource availability, maternal effects, and longevity. Exp. Gerontol 18: 147–165
- *MAIER, G. (1989b) The seasonal cycle of *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) (Copepoda: Cyclopoida) in a shallow, eutrophic lake. Hydrobiologia 178: 43–58
- MARCUS, N. H., LUTZ, R. L., BURNETT, W., & P. CABLE (1994) Age, viability and vertical distribution of zooplankton rating eggs from an anoxic basins: evidence of an egg bank. Limnology and Oceanography 39:154–158
- SANTER, B., & W. LAMPERT (1995) Summer diapause in cyclopoid copepods: adaptive response to a food bottleneck? Anim. Ecol. 64: 600–613
- SLUSARCZYK, M. (2009) Extended lifespan traded for diapause in *Daphnia*. Freshw. Biol. 54: 2252–2262
- SOSNOVSKY, A., & R. QUIRO (2009) Effects of fish manipulation on the plankton community in small hypertrophic lakes from the Pampa Plain (Argentina). Limnologica 39 : 219–229
- STERNER, R.W., ELSE, J.J., FEE, E.J., GUILDFORD, S.J. & T.H. CHRZANOWSKI (1997) The light:nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. American Naturalist 150: 663–684
- STROSS, R. G. (1966) Light and temperature requirements for diapause development and release in *Daphnia*. Ecology 47: 368–374
- RELLSTAB, C., & P. SPAAK (2009) Lake origin determines *Daphnia* population growth under winter conditions. J. Plankton Res. 31: 261–271
- VANNI, M.J. (1987) Effects of food availability and fish predation on a zooplankton community. Ecological Monographs 57: 61–88
- VANNI, M.J., & D.L. FINDLEY (1990) Trophic cascades and phytoplankton community structure. Ecology 71: 921–937

VIRRO, T., HABERMAN, J., HALDINA, M., & K. BLANK (2009) Diversity and structure of the winter rotifer assemblage in a shallow eutrophic northern temperate Lake Võrtsjärv. *Aquat Ecol.* 43:755–764

*WYNGAARD, G.A., TAYOR, B.E., & D.L. MAHONEY (1991) Emergence and dynamics of cyclopoid copepods in an unpredictable environment. *Freshwater Biol.* 25: 219-232

*sekundární citace